云 南 植 物 研 究 1993; 15 (1): 71—77
Acta Botanica Yunnanica

不同荫蔽度下种植香荚兰的光合作用和生长发育

张能义[1]* 刀祥生[2] 李存信[1]

([1] 中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204)
([2] 中国科学院西双版纳热带生态站，勐仑 666303)

摘要 为研究阴生 CAM 植物香荚兰（*Vimilla fragrans*）对不同光照强度的生理反应，观测和比较了生长于不同荫蔽度下的香荚兰叶片气体交换和叶绿素含量以及营养生长和生殖生长，得到如下结果：(1) 在 90%的高荫蔽度下，幼叶会表现明显的 CO_2 呼吸释放。在 30%的低荫蔽度下，幼叶和成熟叶的 C_3 和 CAM 类型的光合作用均表现了不同程度的光抑制；(2) 叶片碳收益值以 50%荫蔽度的最高，依次为 30%，70%和 90%；(3) 植株营养体的生长量随荫蔽度的增加而降低，30%和 50%荫蔽度下的数值相近；(4) 开花数和结荚数随荫蔽度的增加而减少，平均荚重和荚长以 50%和 70%的处理为优。

关键词 香荚兰；光合作用；营养生长；生殖生长；荫蔽度

PHOTOSYNTHESIS, GROWTH AND DEVELOPMENT IN VANILLA FRAGRANS CULTIVATED IN DIFFERENT SHADE DENSITIES

ZHANG Neng-Yi[1], DAO Xiang-Sheng[2], LI Cun-Xin[1]

(1 *Kunming Institute of Botany*, *Academia Sinica*, Kunming 650204)
(2 *Xishuangbanna Tropical Ecological Station*, *Academia Sinica*, Menglun 666303)

Abstract In order to study the physiological effects of shade plant *Vanilla fragrans* (Salisb.) Ames. on different light densities. Gas exchange and chlorophyll content of leaves and vegetalive and reproductional growth in *Vanilla fragrans* cultivated in different shade densities were measured and compared. Main results are concluded as follows: (1) The young leaves express marked CO_2 release from respiration in the 90% shade density. In 30% shade density, both of young and mature leaves show photosynthesis inhibition for different levels; (2) The leaf photosynthesis carbon gain in 50% shade density is the highest. Followings are 30%, 70%and 90% shade density respectively; (3) The plant vegetative growth potential decreases with the shade density increases, and the values in 30% and 50% shade densities are very similar; (4) Numbers of flower and bean pod decrease with the shade desity increases, but the average bean weight and length in 50% and 70% shade densities are superior.

Key words *Vanilla fragrans*; Photosynthesis; Vegetative growth; Reproductional growth; Shade density

---

1991—08—21 收稿。

* 现在通讯地址：云南省香料研究开发中心，昆明 650051

有关景天酸代谢（CAM）植物的光合作用对不同光强水平的反应的研究，仅有少量文献报道。不同生长习性的CAM植物对光强的生理反应有所不同：一方面，沙漠CAM植物夜间CO_2吸收和酸积累达到饱和的光强接近全日照[1, 2, 3]；另一方面，林下附生的CAM植物在低光强水平下，生理反应较为适宜[4]。香荚兰（*Vanilla fragrans* (Salisb.) Ames Syn. *Vanilla plantifalia* Andr.)[5]为一种原产于南美热带雨林下的荫生兰科植物，我们曾报道了其光合作用的季节性变化特征[5]。其光合作用和生长发育对不同光强的反应迄今国内外均未见报道。研究香荚兰在不同光强下的生理反应可以揭示其生长发育的最适光环境，而且为香荚兰在云南省大面积栽培时，适宜林地的选择或人工荫蔽度的调配提供理论依据。

材料和方法

试验地位于云南省勐仑、西双版纳热带生态站内，采用遮光网顶层覆盖而设置了4种人工荫蔽度的处理（即1. 30%；2. 50%；3. 70%；和4. 90%的荫蔽度）。

种苗为昆明植物所生理室提供的同期组培试管苗，于1986年8月同时定植于4种荫蔽度处理下，在以后的2年间观测其茎蔓生长量。生长2年的香荚兰的幼叶（第3和4位叶）和成熟叶（第9和10位叶）作为光合速率和叶绿素含量的测定对象，分别于3个季节（即1988年10月，1989年3月和7月）的一个完整观测日内测定。开花结荚和产量调查则于1990至1991年的生长期内进行。

叶片气体交换和叶绿素含量的测定方法同前文[6]。

结果和讨论

1. 观测季内的环境因子分析

4种荫蔽度下的光照强度差异明显（图1a），尤其在春季3月和秋季的10月的观测日，在光强较弱的雨季7月，处理1和处理2有较为接近的光强。图1b显示了4种处理下的温湿度在3个季节的昼夜波动。昼夜温度以7月份最高（尤其是夜温），3月和10月差异不明显。空气相对湿度同样为7月最高，10月在午夜后到中午前较低，而3月则在午后到午夜前较低。这与试验地区小环境有关。干季内该地区在午夜到中午的时期内有较长时间的雾罩，因而使这段时间内的空气相对湿度接近于雨季7月。

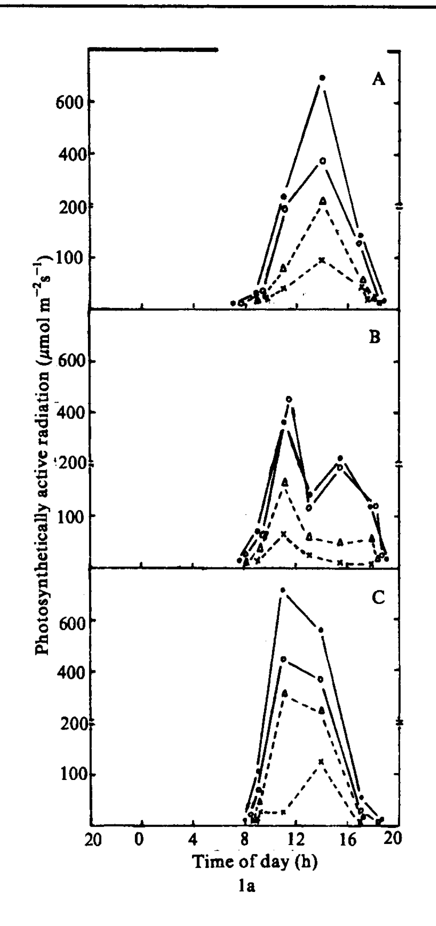
2. 气体交换型式

香荚兰幼叶的气体交换在3个不同季节的观测结果（图2）表明：在光强低和夜温高的雨季7月，4种荫蔽度下的幼叶均表现了夜间的CO_2呼吸释放，而在3月和10月的两次观测中都表现了明显的夜间CO_2净吸收，说明了幼叶的光合作用类型在对环境因素变化的反应中有转移现象[6]。昼夜进程中的光期CO_2交换除7月份90%荫蔽度下表现CO_2的呼吸释放外，其它荫蔽度处理下的幼叶在3个观测日中的均有净的CO_2吸收且90%荫蔽度下的3月和10月也为光期同化CO_2。CO_2交换速率的日进程呈现了处理间和季节间较大的差异性。3月，4种处理基本均为光期和暗期各有一最大吸收的双峰曲线，且光期的吸收峰出现在午后；7月，均表现为光期内的双峰曲线，早晨和傍晚各有一吸收峰；10月，30%和50%处理为早晨和夜间各有一最大吸收的双峰曲线，而70%和90%则为光期的双峰曲线。气孔阻力和叶片蒸腾速率的昼夜变化在处理间差异小，而季节间差异大，这可能与空气相对湿度相应的趋势变化有关。

成熟叶片的气体交换和气孔阻力的观测结果（图3）表明，4种荫蔽度下的叶片在3个观测季内CO_2的吸收均以夜间为主，光下也有长时间的CO_2吸收，表现了较为稳定的CAM特征[6]。成熟叶的CO_2交换日进程在不同荫蔽度处理间较为稳定，但季节间有差异。其中3月和7月的暗期有CO_2吸收峰的单峰曲线，10月在早晨和夜间各有一吸收峰的双峰曲线。成熟叶气孔阻力和蒸腾速率的昼夜变化与幼叶相近，即处理间差异小，季节间差异大。

3. 光合作用的碳收益值

表1列出了两类叶片在3个观测季中的昼夜CO_2净吸收值，该数值由CO_2交换日进程曲线上积



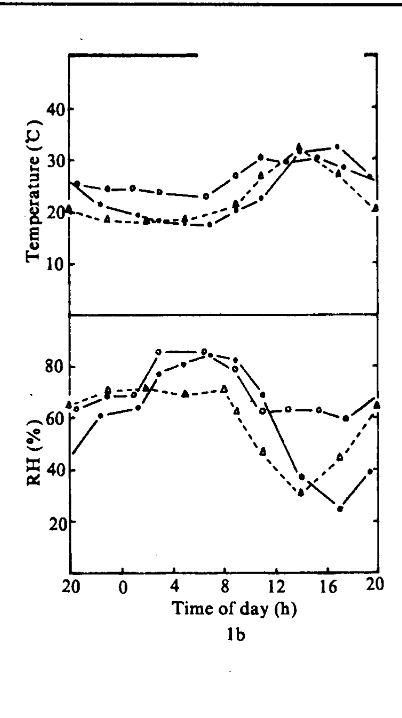


图 1　不同阴蔽度处理实验条件的环境参数

Fig. 1　Environmental parameters in the experimental plot for different shade density treatments

1a，Irradiance A，measured in Mar.，B，measured in Jul.，C，measured in Oct。
· —— · 30% shade density，—o—o 50% shade density
△——△70% shade density，* —— * 90% shade density

1b，Temperature and RH
· —— · measured in Mar.，
△——△measured in Oct.
o——o measured in Jul，.

分而得。幼叶光下 CO_2 净吸收值在 3 月处理间差异不明显。其余两次观测中，90%处理下的在碳收益明显较其它处理的低。尤其在雨季 7 月，90%荫蔽度下的幼叶表现为净的 CO_2 呼吸释放。陈秀峰等[7]曾报道了香荚兰叶片光合作用的光补偿点约为 $10\mu Em^{-2}S^{-1}$，本实验中香荚兰幼叶在 $20\mu Em^{-2}S^{-1}$ 的光强下则出现 CO_2 的呼吸释放。3 月份不同处理间的幼叶暗期 CO_2 吸收值差异不显著；10 月低荫蔽度下，夜间 CO_2 吸收显著高于高荫蔽度；7 月份的夜间 CO_2 呼吸释放量以 90%处理的最高。

成熟叶在 4 种荫蔽度下均表现了净的 CO_2 吸收，即使在低光强的雨季，90%荫蔽度下也是如此。说明其光合作用的光补偿点较幼叶为低，从而证实成熟叶比幼叶更能适应阴生的环境。二者叶绿素含量的差异（图 4）也符合这一推断，同时 50%荫蔽度下较高的叶绿素 a 和 b 的比率说明了该处理的光照强度更有利于叶片光合作用机构的发育完善。

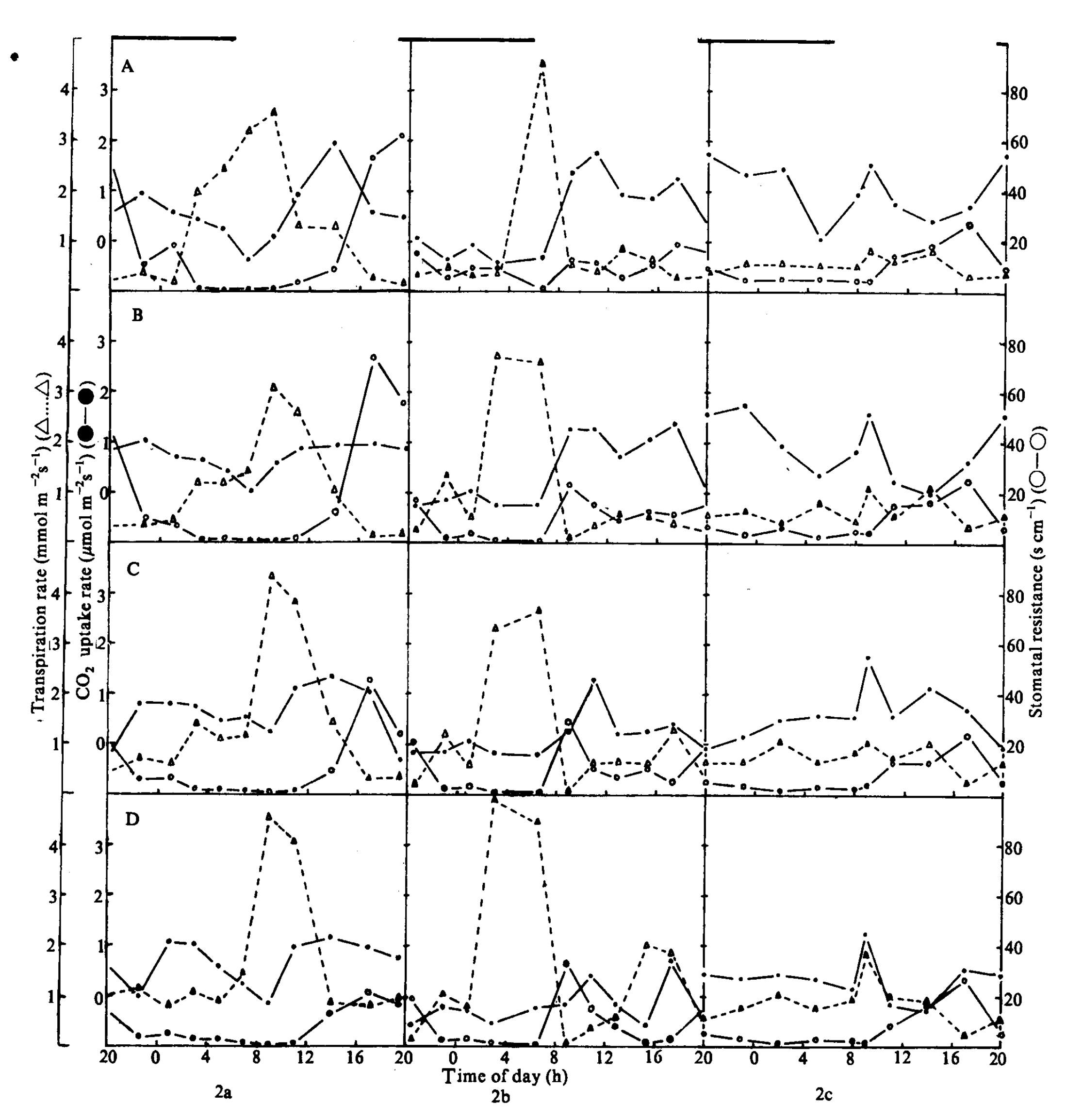


图 2 不同阴蔽度下香荚兰幼叶在不同季节中的 CO_2 吸收速率，气孔阻力和蒸腾速率

Fig. 2 CO_2 uptake rate, stomatal resistance and transpiration rate for young leaves of *Vanilla fragrans* under different shade densities in different reasons.

2a: measured in Mar. , 2b: measured in Jul. 2c: measured in Oct. A: 30% shade density, B: 50% shade density, C: 70% shade density, D: 90% shade density.

成熟叶光期 CO_2 吸收值均以 50%的处理最高（表 1），尤其在较高光强的 3 月和 10 月表现更为明显。30%荫蔽处理下的 CO_2 净吸收值显示了其对叶片光合作用的 CO_2 吸收有抑制作用，且这种抑制亦影响了暗期的 CO_2 吸收。低于 50%荫蔽度的光照下，叶片 CO_2 吸收能力显著下降，尤其在 90%的荫蔽度下，CO_2 吸收值显著地低于其它的光强处理。光期和暗期的 CO_2 吸收值同步地变化，由此可推断 CAM 植物光下 CO_2 吸收影响到暗期的碳同化能力[8]。从日总 CO_2 净吸收值上看，以 50%荫蔽度处理对香荚兰叶片的光合作用最为适宜。

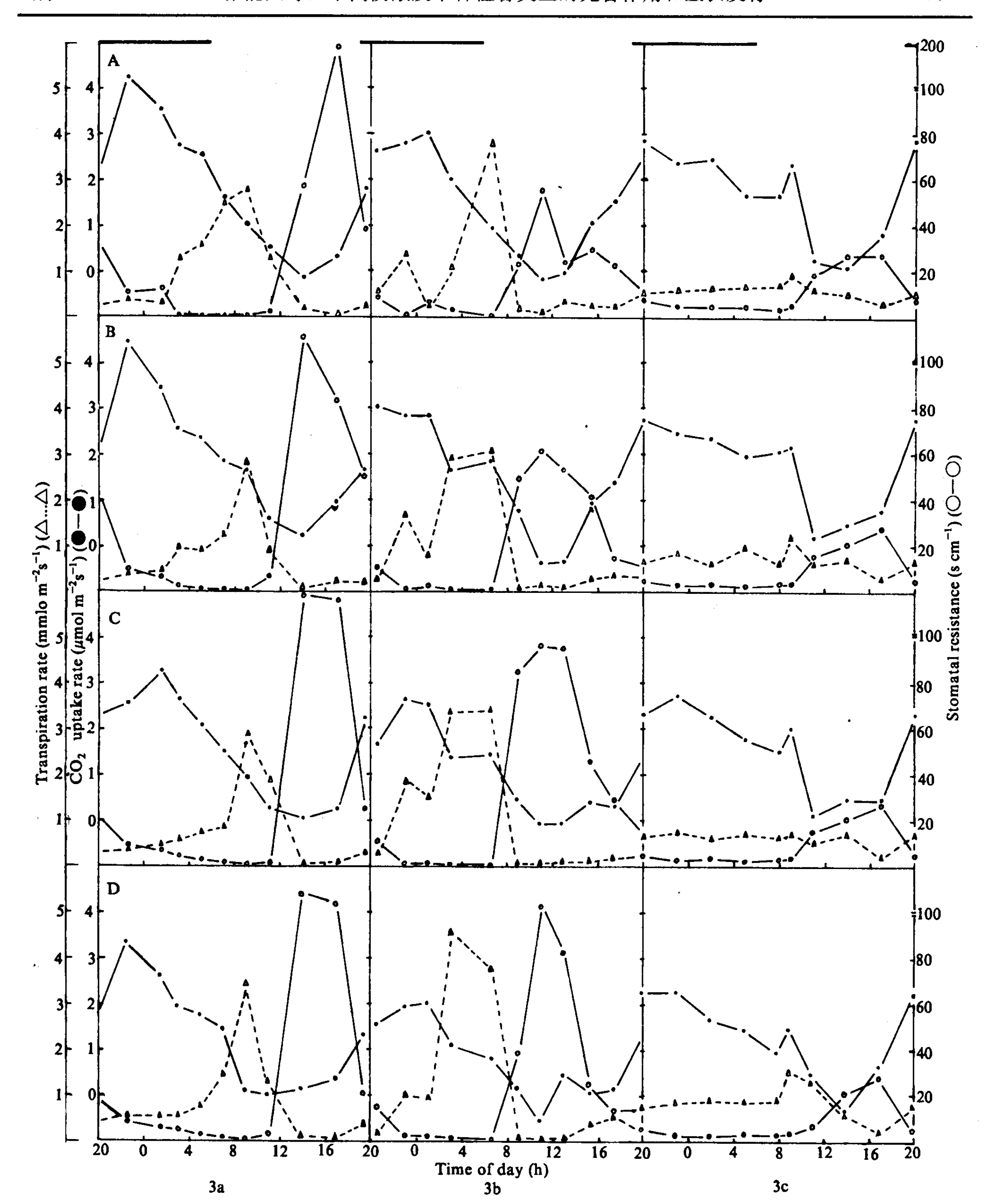


图 3 不同阴蔽度下香荚兰成熟叶在不同季节中 CO_2 吸收率，气孔阻力和蒸腾速率

Fig. 3 CO_2 uptake rate, stomatal resistance and transpiration rate for mature leaves of *Vanilla fragrans* under different shade densities at all seasons. 3a: measured in Mar, 3b: measured in Jul, 3c: measured in Oct. A: 30% shade density, B: 50% shade density, C: 70% shade density, D: 90% shade density.

4. 营养生长和生殖生长

表 2 列出了定植后 2 年内香荚兰植株的生长量。第 1 年的观测结果表明，50%荫蔽度下茎蔓生长量为最大，依次为 30%、70%和 90%的荫蔽处理。这一结果与叶片光合作用碳收益值相吻合。

第2年内，30%和50%处理的生长量极相近，且明显较70%和90%的处理高。说明随株龄的增长，成熟叶片的增加，营养生长需要较强的光照强度。光强的适度增加，可能有利于同化产物的合成和转化。

表3比较了不同荫蔽环境下香荚兰植株的开花量和结荚量。随荫蔽度的降低，开花株数和开花量均有增加，且30%和50%荫蔽度下香荚兰在上一年度便有少量初花。表明较高光强促进了香荚兰由营养生长向生殖生长的过渡和转化。相反地过荫的生长环境（如70%和90%的处理）不利于植株的开花结荚，不仅使经济生产推迟，而且致使产量降低。

不同荫蔽度下香荚兰收获豆荚的产量和质量见表4。30%荫蔽度的高光强下，开花量和结荚量过高引起了豆荚品质的下降，其鲜荚的平均重量和平均荚长较50%和70%的处理低。因而，在实际生产中，较高的光强不仅由于促进生殖生长而消耗植株体的营养，同时也给授粉、疏荚等田间作业带来不便，并造成鲜荚质量的下降。另一方面，过荫的环境同样不利于鲜荚品质的提高，90%荫蔽度下收获的豆荚细长，单荚重低，豆荚品质差。因而，我们从实验处理间的综合比较中得出的结论是，香荚兰光合作用和营养生长及生殖生长在西双版纳的勐仑地区以50%的荫蔽度处理为最适宜，且经济效益最显著。

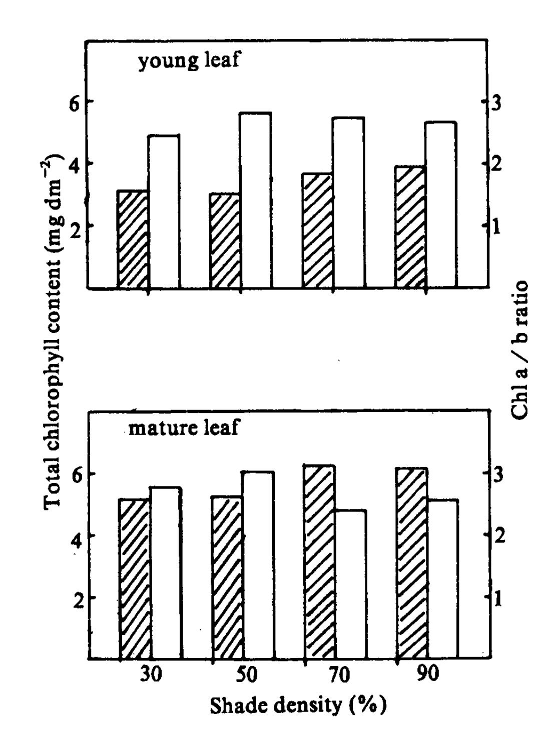


图4　不同荫蔽度下香荚兰叶片的叶绿素含量和叶绿素a/b比率

Fig. 4　Chlorophyll content and Chl. a/b ratio for leaves of *Vanilla fragrans* under different shade densities. □ Chl. content　□ Chl. a/b ratio

表1　不同荫蔽度下香荚兰幼叶和成熟叶的 CO_2 净吸收（m mol m^{-2}）

Table 1　Net CO_2 uptake for young and mature leaves in *Vanilla fragrans* in response to different shade densities

叶片 leaf	荫蔽度 Shade density	3月 Mar 光期 L-P	3月 Mar 暗期 D-P	7月 Jul 光期 L-P	7月 Jul 暗期 D-P	10月 Oct 光期 L-P	10月 Oct 暗期 D-P	日总 CO_2 净吸收平均值 Mean of net CO_2 uptake on the whole day
幼叶 young leaves	1(30%)	34.68	21.40	46.15	−8.63	36.84	45.43	58.62
	2(50%)	35.43	28.85	42.74	−5.71	27.76	45.74	58.27
	3(70%)	38.84	20.75	16.77	−4.39	37.93	11.58	40.49
	4(90%)	34.57	24.01	−1.43	−13.80	10.59	15.46	23.13
成熟叶 Mature leaves	1(30%)	34.68	119.97	33.13	78.15	43.92	90.86	133.57
	2(50%)	49.10	116.93	34.22	94.25	48.03	91.49	144.87
	3(70%)	33.71	100.16	19.45	75.24	39.93	89.30	119.26
	4(90%)	22.35	85.83	9.42	58.39	29.02	73.96	92.99

表2 不同荫蔽下香荚兰植株的生长量比较

Table 2 Comparison of growth potential in *Vanilla fragrans* among different shading conditions

荫蔽度 Shade density	1(30%)		2(50%)		3(70%)		4(90%)	
观测时间 Ob. time	茎蔓长 Vine L(cm)	节数 Node	茎蔓长 Vine L(cm)	节数 Node	茎蔓长 Vine L(cm)	节数 Node	茎蔓长 Vine L (cm)	节数 Node
1987.9	61.0	27	67.8	26	43.9	17	44.7	18
1988.9	251.2	52	250.3	51	192.5	36	161.8	34

表3 不同荫蔽下香荚兰开花和结荚的比较

Table 3 Comparison of blossoming and fruiting in *Vanilla fragrans* among different shading conditions

荫蔽度 Shade density	开花株数 Blossoming plants	开花量(朵) Flowers	结荚量(个) Fruits
1(30%)	68	7323	5723
2(50%)	65	5880	4560
3(70%)	35	1517	1208
4(90%)	6	236	148

表4 不同荫蔽度下香荚兰鲜荚的收获产量和品质

Table 4 Harvesting yield & quality of fresh beans in *Vanilla fragrans* among different shade densities

荫蔽度 Shade density	鲜荚产量 F. bean yield (g)	单株产量 Yield per plant (g)	平均荚重 Auerage weight (g)	平均荚长 Average length (cm)
1(30%)	17385	255.7	7.6	13.8
2((50%)	16461	253.2	8.3	14.3
3(70%)	5375	153.6	8.3	14.4
4(90%)	860	143.3	7.4	14.6

致谢 昆明植物所的林德辉和易永生等同志在实验期间给予大力帮助。

参 考 文 献

〔1〕 Noble P S. Orientation, PAR interception, and nocturnal acidity increases for terminal cladodes of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Am J Bot* 1982; **69**: 1462—1469

〔2〕 Noble P S. Spine influences on PAR interception, stem temperature, and nocturnal acid accumulation by cacti. *Plant Cell Environ* 1983; **6**: 153—159

〔3〕 Woodhouse R M, Williams J G, Nobles P S. Leaf orientation, radiation interception, and nocturnal acidity increases by the CAM plant *Agave desertii* (Agavaceae). *Am J Bot* 1980; **67**: 1179—1185

〔4〕 Nartin C E, Eades C A, Pitner R A. Effects of irradiance on CAM in the Epiphyte *Tillandsia usneoides* L. *Plant physiol* 1986; **80**: 23—26

〔5〕 Arnold, H. John son & F. T. Martin. Vanilla extract and Synthetic vanillin. *Encylopedia of Food Technology* 1974, **2**: 925

〔6〕 张能义，李存信. 不同季节中香荚兰叶片的光合作用特片. 云南植物研究 1991; **13** (2): 173—180

〔7〕 陈秀峰，郑国基. 香荚兰光合特征与室内栽培措施合理性探讨. 亚热带植物通讯 1988; **2**: 12—15

〔8〕 Osmond C B. Crassulucean acid metbolism: Acuriosity in context. *Annu Rev Phant Physiol* 1978; **29**: 379—414